Caldasia 22 (2): 285-298

TASAS DE DESNITRIFICACIÓN EN UNA LAGUNA COSTERA TROPICAL, LA CIÉNAGA GRANDE DE SANTA MARTA, MAR CARIBE, COLOMBIA

Yimy Herrera-Martínez

Diagonal 66 A Nº 83-55 piso 3º. Bogotá, Colombia. yimyherrera@tutopia.com

Néstor H. Campos

Universidad Nacional de Colombia c/o INVEMAR, Apartado 1016, Santa Marta, Colombia. nhcampos@ciencias.ciencias.unal.edu.co

Gustavo Ramírez-Triana

INVEMAR, Apartado 1016, Santa Marta, Colombia. gramirez@invemar.org.co

RESUMEN

Se midieron las tasas de desnitrificación como flujos de N_2O en dos sitios de la Ciénaga Grande de Santa Marta como un primer esfuerzo para identificar los patrones generales que determinan este proceso en ecosistemas lagunares costeros tropicales colombianos. Para determinar su magnitud, se realizaron ensayos de laboratorio con muestras de sedimento de la ciénaga. Estas tasas fueron relacionadas con variables físicas y químicas del sedimento y de la columna de agua. Las tasas de flujo de N_2O estuvieron entre no detectadas hasta 4305 $nmoles.m^{-2}.h^{-1}$. El flujo máximo de N_2O, atribuido a la desnitrificación bacteriana, fue 38.8 $nmoles.m^{-2}.h^{-1}$. Los resultados indican que la desnitrificación está acoplada a la nitrificación en los sedimentos. Se estableció que la utilización de la técnica de inhibición con acetileno y la incubación de núcleos de sedimentos en condiciones anóxicas, subestiman las tasas de desnitrificación. Al parecer, la nitrificación en los sedimentos fue bloqueada por la ausencia de oxígeno y posiblemente por el acetileno, impidiendo la producción de NO_3^- para la desnitrificación. Las variaciones espacio-temporales en la desnitrificación se deben, probablemente, a variables como: salinidad, porosidad del sedimento, contenido de materia orgánica y concentración de oxígeno.

Palabras claves: bloqueo con acetileno, desnitrificación, lagunas costeras, sedimentos.

ABSTRACT

The rates of denitrification were measured as flows of N_2O in two sites in the Ciénaga Grande de Santa Marta as a first step toward the identification of the patterns of this process in tropical coastal lagoons of Colombia. To find out its magnitud, samples of sediment were taken to the lab trials. The rates were related with physical and chemical variables of the sediments and the water column. The rates fluctuated between undetectable and 4305 $nmoles.m^{-2}.h^{-1}$. The maximum flow attributed to bacterial denitrification was 38.8 $nmoles.m^{-2}.h^{1}$. The results show that denitrification is linked to nitrification of the sediment. It was determined that acetylene blockage assays in anoxic conditions underestimate the rates of denitrification. Apparently nitrification of sediments was blocked by the lack of oxygen and possibly because of the acetylene, which inabilited the production of NO_3^- for denitrification. The variations in space and time of denitrification are probably due to factors such as: salinity, porosity of the sediments, content of organic matter and O_2 concentration.

Key words: acetylene block, coastal lagoons, Denitrification, sediment.

INTRODUCCIÓN

Las lagunas costeras tropicales se caracterizan por recibir una abundante y permanente entrada de nutrientes con las descargas de agua continental, los cuales son reciclados rápidamente a través de los procesos biogeoquímicos (Day & Yañez-Arancibia 1982). Estos sistemas lagunares son, por lo general, someros y se considera que los procesos en la interfase sedimento-agua intervienen, e incluso pueden controlar los procesos biológicos que ocurren en la columna de agua, influyendo en la productividad (Day & Yañez-Arancibia 1982, Capone 1983, Day et al. 1989). Las implicaciones del descubrimiento del nitrógeno como un regulador primario de la productividad (Ryther & Dunstan 1971, Capone 1983) ha inducido a los investigadores a examinar la naturaleza e importancia del metabolismo de este elemento en las comunidades bentónicas costeras y determinar el alcance del acoplamiento de estas actividades con el ecosistema pelágico.

El nitrógeno es considerado ampliamente como el factor limitante para la producción primaria en la mayoría de ecosistemas costeros tropicales. En la Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM) este hecho se manifiesta, por ejemplo, en las proporciones nitrógeno: fósforo con valores de 5:1, 1:84 y 1:11 que muestran una mayor cantidad relativa de fósforo con respecto a las relaciones normales esperadas (15:1) (Hernández 1986, Hernández & Márquez 1991); sin embargo esta relación por si sola no es un indicador final del estado trófico del sistema. El ciclo del nitrógeno es complicado porque involucra varios procesos: fijación, amonificación, nitrificación y desnitrificación, entre otros (Day et al. 1989), los que se desarrollan tanto en la columna de agua como en el sedimento. El nitrógeno es incorporado a los productores primarios principalmente en sus formas inorgánicas disueltas (NID), como nitrato (NO_3^-) y amonio (NH_4^+). El NID es uno de los responsables directos de la acelerada eutroficación de los sistemas lagunares costeros tropicales, por lo tanto se requiere un conocimiento profundo de los mecanismos que intervienen y contribuyen a controlar este proceso en los ecosistemas acuáticos con abundante entrada de nutrientes (Ryther & Dunstan 1971, Seitzinger 1988, Groffman 1994).

La desnitrificación es el mecanismo natural más importante en la remoción de cantidades importantes de NO_3^- y de manera indirecta de NH_4^+. Es considerada como uno de los mecanismos más importantes en la biogeoquímica de las aguas costeras por ser ésta la forma energética más favorable del metabolismo anaerobio; además, la remoción del nitrógeno inorgánico puede influir la productividad, y, en un sentido más amplio, la desnitrificación parece actuar como un sistema "buffer", previniendo el aumento excesivo de las concentraciones de NO_3^- en los cuerpos de agua (Ryther & Dunstan 1971, Groffman 1994). En el proceso, el NO_3^- es reducido primero a nitrito (NO_2^-), luego éste es reducido nuevamente a óxido nitroso (N_2O) y finalmente a dinitrógeno (N_2) (Koike & Sorensen 1988); estos dos últimos son gases que finalmente se pierden a la atmósfera.

La zona de desnitrificación está típicamente localizada inmediatamente por debajo de la capa superficial óxica del sedimento, en donde es reducida la concentración de O_2 y está limitada a pocos milímetros por debajo de la superficie (Revsbech et al. 1980). Entre los factores que influyen en la desnitrificación de los sistemas acuáticos se encuentran la temperatura, el suministro de NO_3^-, la concentración de materia orgánica y el oxígeno disuelto. Existen tres fuentes principales de nitratos para el abastecimiento de la desnitrificación: (1) difusión hacia los sedimentos desde la columna de agua, (2) nitratos producidos en los sedimentos vía nitrificación del amonio, liberado por la oxidación bentónica de la materia orgánica y (3) los nitratos transportados por aguas subterráneas (Capone & Bautista 1985, Seitzinger 1988). La mayor fuente de nitratos parece ser la nitrificación en el sedimento (Day et al. 1989). Cuando la desnitrificación se abastece de nitratos producidos por nitrificación se denomina desnitrificación acoplada, si es abastecida vía difusión desde la columna de agua se denomina desnitrificación directa.

Muchas de las bacterias encargadas de la desnitrificación son anaerobias facultativas, las cuales son capaces de existir en presencia o ausencia de oxígeno. Estas bacterias producen óxido nitroso (N_2O) en un paso intermedio de la reacción total (Day et al. 1989). Algunas de las técnicas empleadas para la evaluación de la desnitrificación se basan en la cuantificación del N_2O formado, esto se logra inhibiendo el paso de N_2O a N_2 mediante el acetileno (C_2H_2) (Seitzinger 1988). La acumulación de N_2O en presencia de C_2H_2 fue registrada por primera vez en la década de los setenta; posteriormente se estableció que el C_2H_2 bloquea la reducción de N_2O a N_2 por inhibición no competitiva de la enzima N_2O-reductasa (Taylor 1983). En el procedimiento se adiciona C_2H_2 a los ensayos, ya sea en la fase líquida ó gaseosa (como una solución), y la tasa de acumulación se determina por incubación anaerobia. El método cuantifica el N_2O empleando la cromatografía de gases.

Este trabajo es el primer esfuerzo en Colombia para identificar patrones generales en la desnitrificación de lagunas costeras tropicales y establecer hipótesis de trabajo para estudios más avanzados de los procesos que intervienen en la dinámica productiva de los ecosistemas costeros tropicales. Con este propósito se eligió la CGSM por ser la laguna costera más grande de Colombia y una de los cuerpos de agua más importante de la región Caribe, el cual se encuentra fuertemente tensionado por factores antrópicos como la contaminación y la construcción de carreteras que han afectado sus ciclos hídricos naturales. Su ubicación, cerca del INVEMAR, también facilitó su estudio. Durante el desarrollo de este trabajo se incubaron sedimentos de dos estaciones de la CGSM en condiciones de laboratorio y se determinaron las tasas de desnitrificación, como uno de los componente del proyecto de investigación "Procesos Reguladores de la Producción Biológica en Lagunas Costeras Tropicales, Parte 1" financiado por COLCIENCIAS, la Universidad Nacional de Colombia e INVEMAR.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron núcleos de sedimento en dos sitios de la CGSM, en cercanías a la comunicación entre la ciénaga y el mar, la Boca de la Barra (estación "La Barra"), frente a la población de Islas del Rosario y cerca a la desembocadura del Río Sevilla en la CGSM (estación "Río Sevilla") (Figura 1). Estos sitios fueron escogidos por presentar condiciones diferentes: el primero se ubica en la comunicación entre

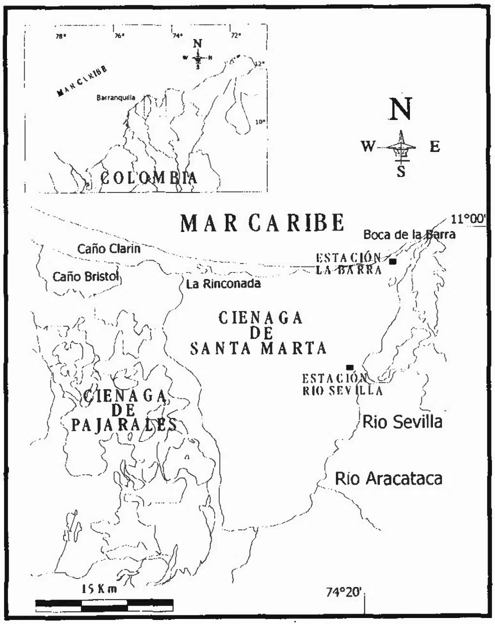

Figura 1. Sitios de muestreo en la Ciénaga Grande de Santa Marta

el mar y la ciénaga, presentando una mayor influencia del mar adyacente y el segundo, en la desembocadura de uno de los afluentes mas importantes de la CGSM que recibe grandes aportes de caudal. A este río vierten sus aguas servidas las extensas fincas con plantaciones de plátano y palma de aceite de la región. Estas últimas tienen en muchos casos sus plantas de extracción en la misma región.

Los muestreos se realizaron durante la época lluviosa mayor, (septiembre-noviembre de 1996) y seca mayor (febrero-abril de 1997). Los análisis de desnitrificación se realizaron a partir del mes de octubre. En cada estación de muestreo se recogieron 10 núcleos de sedimento de 2.68 cm de diámetro (Ø) por 6 cm de longitud, utilizando jeringas de plástico con una capacidad de 80 ml, y 2 núcleos de sedimento de 4.33 cm Ø por 20 cm de longitud, utilizando cilindros de PVC. Los núcleos intactos se transportaron en neveras plásticas refrigeradas al INVEMAR. En cada sitio se midieron la temperatura, la concentración de oxígeno y la salinidad. Adicionalmente se tomaron muestras de agua *in situ*, en la capa de agua suprayacente al sedimento y se refrigeraron para su posterior uso en análisis de nutrientes y en los ensayos de incubación.

En el laboratorio se filtró un litro de agua de cada sitio con filtros de microfibra de vidrio "Whatman GF\F", de 5.5 cm Ø, con retención efectiva de 0.7 µm, para eliminar el material suspendido. Se congelaron 200 ml de agua para el análisis posterior de nutrientes. El volumen restante se burbujeó con acetileno durante 20 minutos y se utilizó en los ensayos de desnitrificación.

Uno de los núcleos de 4.33 cm Ø se utilizó para el análisis de contenido de nutrientes del agua intersticial y el otro para el análisis de porosidad del sedimento y contenido de materia orgánica. Los núcleos de 2.68 cm Ø se emplearon para los ensayos de desnitrificación; 5 núcleos se utilizaron para medir la concentración de N_2O al inicio del experimento (tiempo cero). A dos de estos núcleos se les adicionó un bactericida (hipoclorito al 5%, en el primer muestreo, y formol al 10 %, del segundo en adelante) y los demás núcleos no se trataron (controles). Adicionalmente se colectaron 5 núcleos que se utilizaron para medir las tasas de acumulación de N_2O en el tiempo (2 y 5 horas de incubación); a dos de estos se les adicionó también bactericida. Durante los muestreos del mes de octubre de 1996 se incubaron 2 núcleos adicionales de los 5 en la oscuridad para un total de 7, con el propósito de medir el efecto del enriquecimiento con NO_3^- en relación con núcleos no enriquecidos. De noviembre en adelante todos los medios fueron enriquecidos con NO_3^-.

Para el análisis de agua intersticial se tomaron fracciones de sedimento de 29.45 cm^3 que fueron colocadas en un frasco de vidrio de 250 ml (Frasco ISO-SCOTT), se les adicionó una cantidad variable de agua tridestilada hasta ajustar un peso similar en todos los frascos. Se colocaron en agitación por 20 minutos y se centrifugaron a 3500 rpm/30 min. El agua extraída se filtró con filtros de microfibra de vidrio "Whatman GF\F". En el agua intersticial se analizó el contenido de NH_4^+, NO_3^- y NO_2^-, por el método espectrofotométrico, siguiendo los protocolos preparados en el laboratorio de química del INVEMAR, según la metodología de APHA (1992). Los cálculos de concentración de nutrientes fueron corregidos con relación al volumen de agua añadido en la extracción.

El contenido de agua del sedimento se calculó por la diferencia entre el peso húmedo y seco de fracciones de sedimento (29.45 cm^3, entre 0 y 8 cm de profundidad). Cada fracción se calcinó en un horno a 550°C durante mínimo 4 h, y por la diferencia entre los pesos (seco y calcinado) se estimó el contenido de materia orgánica total (MOT). Para convertir el peso de agua a volumen se utilizó la densidad aproximada del agua a diferentes salinidades. El contenido de agua se expresa en porcentaje volumen a volumen (%v/v); calculado utilizando los valores de densidad teórica del agua a las diferentes salinidades medidas en la columna de agua en cada muestreo.

Las tasas de desnitrificación se midieron como la acumulación de N_2O utilizando la técnica de inhibición con acetileno (Tiedje et al. 1989, Kemp et al.

1990). Los núcleos de sedimento (2.68 cm Ø, con un volumen aproximado de 50 ml), fueron incubados directamente en las jeringas usadas para colectarlos. Cada núcleo se ajustó a un volumen aproximado de 20 ml de fase gaseosa y 10 ml de agua del sitio de colección, previamente filtrada y burbujeada con acetileno. Los núcleos se saturaron con N_2 durante 3 min para garantizar las condiciones anóxicas, luego se llenó el espacio gaseoso con acetileno durante 5 minutos. A los núcleos control se les adicionó además 2 ml de hipoclorito de sodio 5% (en el primer muestreo) y de formol al 10 % (del segundo muestreo en adelante) para eliminar la actividad bacteriana. Para establecer las tasas de desnitrificación potencial por disponibilidad de sustrato se adicionó NO_3^- como $NaNO_3$ en solución hasta alcanzar una concentración de 5 µmol.l^{-1} en la fase acuosa, esto con el propósito de proveer sustrato a la desnitrificación debido a las bajas concentraciones del medio. Los núcleos se incubaron a temperatura ambiente (28°C) en la oscuridad y sobre un agitador para garantizar la difusión permanente entre las tres fases.

Después de 2 y 5 h de incubación respectivamente se extrajeron 3 ml de la fase gaseosa con una jeringa impermeable a gas y se transfirieron a un "vacutainer" vacío y sellado con capacidad para 3 ml. El volumen extraído se reemplazó por 3 ml de agua destilada que se inyectaron simultáneamente y a la misma velocidad a la que se extrajo la muestra. Para establecer la cantidad de N_2O al inicio del experimento se realizó el mismo procedimiento en igual número de núcleos pero el muestreo en la fase gaseosa se hizo al comienzo (tiempo cero "0").

Para los análisis de reducción de N_2O se tomaron 250 µl del vacutainer, los cuales fueron reemplazados por un volumen igual de agua tridestilada, y se inyectaron en un cromatógrafo Perkin-Elmer "SIGMA 300", equipado con un detector de captura de electrones (DCE) ^{63}Ni, a 250°C, con una columna Poropak Q de 80/100 "mesh", de 6 pulgadas "coll", de 0.125 pulgadas de diámetro externo y 6 pies de longitud, a 45°C, y una temperatura del inyector de 115 °C. Se utilizó N_2 como gas de transporte a un flujo de 15 ml min^{-1}. La curva de calibración se realizó utilizando N_2O de calidad absorción atómica, al 99% mínimo, AGAFANO certificado. Se prepararon diferentes concentraciones en botellas de 308 ml impermeables a gas. Con los datos obtenidos se realizaron dos análisis de regresión, uno para concentraciones pequeñas y otro para mayores.

Se realizaron análisis de varianza (programa STATGRAPHICS-PLUS), para establecer la significancia de las diferencias las variables medidas en sedimento y columna de agua, y entre los diferentes tratamientos de los ensayos de desnitrificación (sitios, épocas, fechas, adición de NO_3^-).

RESULTADOS

Características de los sedimentos. los valores de contenido de agua de los sedimentos de la CGSM estudiados fueron en promedio 80 ± 1.9% (vol/vol). El contenido de agua fue mayor frente a la desembocadura del Río Sevilla (estación Río Sevilla) que en la estación ubicada cerca a la comunicación entre la ciénaga y el mar (estación La Barra), con 90 ± 1.2 y 70 ± 2.5% (vol/vol) respectivamente. Esto se debe a que los sedimentos de la estación Río Sevilla son más finos que los de la estación La Barra y con una estructura menos compacta que permite una mayor capacidad de almacenamiento de agua, mientras que los sedimentos de La Barra están formados por arenas más compactas.

Los valores promedio de contenido de agua para cada una de las épocas fueron mayores en época lluviosa que en época seca (85 2.3 y 75 2.7 % respectivamente); estas diferencias reflejan variaciones espaciales en cada una de las estaciones de muestreo. Los análisis estadísticos demostraron una diferencia significativa entre el contenido de agua del sedimento por sitio (nivel de significancia 0.001 para n = 60) y por época climática (nivel de significancia 0.001 para n = 60). El promedio total de contenido de materia orgánica total (MOT) calculado en los sedimentos de la CGSM fue de 1.61 0.14 % (p/p). La MOT fue ligeramente mayor en La Barra que en Río Sevilla (1.63 0.11 y 1.60 0.24 % p/p respectivamente), pero sin diferencia significativa entre los dos (P = 0.9821, n =

44). La MOT fue mayor en época de lluvias que en época seca (1.71 0.23 y 1.44 0.14 % respectivamente) (*véase* tabla 1).

Características de la columna de agua. la temperatura promedio del agua de CGSM durante el periodo de estudio fue de 28.9 ± 0.21 °C con valores que variaron entre 26.5 °C (época lluviosa) y 30.1 °C (época seca). Estos valores están dentro de los normales para los registros históricos que muestran una fluctuación a lo largo del año entre 24 a 38°C (Hernández & Márquez 1991). La temperatura promedio fue similar por sitios y por épocas; 29 y 28.5 °C en La Barra y Río Sevilla respectivamente y 29 y 28.8 °C en época seca y época lluviosa (tabla 2).

La salinidad promedio de Río Sevilla y La Barra fue 7.3 y 18.8 respectivamente. La estación Río Sevilla está influida directamente por las descargas continentales de agua dulce que drenan a la ciénaga, provenientes del sistema montañoso Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM). La Barra, por estar cerca a la comunicación entre el mar y la CGSM, esta influida más directamente por las aguas marinas adyacentes. Las variaciones de la salinidad son indicadoras de los cambios en los caudales de los ríos que drenan a la CGSM (*véase* tabla 2). Las mayores descargas se presentaron entre octubre y noviembre de 1996.

Las concentraciones de oxígeno disuelto medidas fueron más altas en La Barra que en el Río Sevilla, 6.9 y 3.5 $mg.l^{-1}$, respectivamente. En Río Sevilla, en la época lluviosa de 1996, se observó que conforme aumentaba la entrada de agua dulce (disminución progresiva de la salinidad) disminuyó la concentración de O_2 disuelto en la columna de agua. Se observó una relación significativa entre la concentración de O_2 y la temperatura ($r = 0.69$, $P\ 0.05$) (tabla 2).

Concentraciones de nutrientes. Las concentraciones de nutrientes nitrogenados de la CGSM presentaron una amplia variación a lo largo del año (figura 2); sin embargo los valores de nitrato y nitrito estuvieron por debajo de los niveles de detección (0.01 μm) en la mayoría de los casos. Igualmente no se detectaron diferencias en las concentraciones de nitrato y nitrito

Tabla 1. Contenido de agua en porcentaje vol/vol ± error estándar y contenido de materia orgánica en porcentaje peso/peso ± error estándar, en los sedimentos de las dos estaciones de muestreo en la Ciénaga Grande de Santa Marta.

		Estación Río Sevilla		**Estación La Barra**	
Época	**Fecha de muestreo**	**Contenido de agua (% vol/vol)**	**Contenido de materia orgánica (% peso/peso)**	**Contenido de agua (% vol/vol)**	**Contenido de materia orgánica (% peso/peso)**
Lluviosa	9-nov-95	84 ± 4.8		65 ± 3.0	
	4-sep-96	97 ± 1.2	1.3 ± 0.12	82 ± 5.3	1.8 ± 0.13
	10-sep-96	93 ± 0.9	2.6 ± 1.37	93 ± 4.1	1.2 ± 0.13
	23-oct-96	95 ± 2.8	1.5 ± 0.12		
	12-nov-96	93 ± 3.3	1.8 ± 0.38	61 ± 2.0	1.6 ± 0.08
Seca	13-feb-97	91 ± 3.8	1.0 ± 0.05	60 ± 2.7	1.9 ± 0.49
	25-mar-97	86 ± 1.7	1.3 ± 0.03	64 ± 2.6	1.5 ± 0.08
	30-abr-97	85 ± 1.6		65 ± 0.7	
	Promedio	90 ± 1.2	1.6 ± 0.24	70 ± 2.5	1.6 ± 0.11

Tabla 2. Valores de las diferentes variables fisicoquímicas medidas en la columna de agua en dos estaciones de la Ciénaga Grande de Santa Marta.

Sitio	Época	Fecha de muestreo	Temperatura °C	Oxígeno en superficie mg.l^{-1}	Oxígeno en el fondo mg.l^{-1}	Salinidad
Río Sevilla	Lluviosa	9 nov 95	27.4	2.4		
		4 sep 96	29.0	5.3	3.6	3.8
		10 sep 96	28.2	4.9	3.2	3.8
		10 oct 96	28.8	3.8	2.9	2.3
		16 oct 96	28.0	0.0		0.0
		23 oct 96	26.5			0.0
		12 nov 96	29.1			0.0
	Seca	13 feb 97	29.5			11.6
		25 mar 97	28.6			20.2
		30 abr 97	30.1	4.6	1.7	24.4
Promedio			28.5	3.5	2.8	7.3
La Barra	Lluviosa	9 nov 95	29.9	6.6		
		4 sep 96	29.6	8.5	8.3	10.5
		10 sep 96	29.3	6.3	5.2	11.7
		10 oct 96	28.8			7.1
		16 oct 96	30.0			11.4
		12 nov 96	29.6			4.7
	Seca	13 feb 97	28.4			34.6
		25 mar 97	28.8			34.6
		30 abr 97	29.0	6.0	4.2	35.7
Promedio			29	6.9	5.9	18.8

entre el agua y el sedimento. Las concentraciones de amonio fueron más altas en sedimento que en agua, en la mayoría de los casos. Las concentraciones promedio de nutrientes en la columna de agua fueron 7.2, 1.7, 0.5 µmol.l-1 para amonio , nitrito y nitrato, respectivamente. Los valores más altos de amonio y nitrato se midieron en la época lluviosa. El contenido más alto de amonio en la columna de agua se determinó en noviembre de 1996 en las dos estaciones de muestreo, pero no se observó una diferencia significativa entre épocas ni entre sitios. El contenido más alto de nitrito fue observado en febrero de 1997 (época seca) en las dos estaciones. El contenido más alto de nitrato se presentó en octubre y noviembre para Río Sevilla y La Barra respectivamente.

Las concentraciones promedio total de los nutrientes en el sedimento fueron 71, 1.5 y 0.7 µmol.l^{-1} para amonio, nitrito y nitrato respectivamente. No se observaron diferencias significativas en la concentración de amonio del sedimento por sitio, época ni fecha ($P = 0.93$, $P = 0.61$ $P = 0.78$ respectivamente).

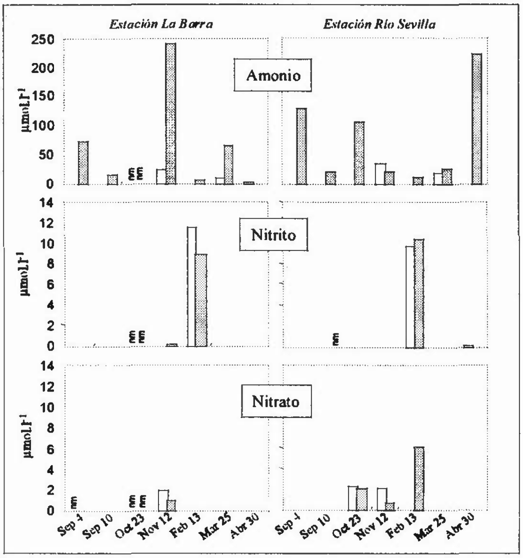

Figura 2. Concentración de nutrientes en la columna de agua y el sedimento de las estaciones La Barra y Río Sevilla en la Ciénaga Grande de Santa Marta entre 1996 y 1997. Las barras vacías corresponden a mediciones en la columna de agua y las barras rellenas a los sedimentos. nm significa que no se realizaron mediciones en esas fechas.

Los promedios totales de amonio y nitrato en los sedimentos fueron 10 y 1.4 veces, respectivamente, más altos que los encontrados en la columna de agua. El nitrito fue ligeramente menor que el encontrado en la columna.

Tasas de desnitrificación como flujos de N_2O. los flujos de N_2O desde el sedimento hacia el la columna de agua este estudio estuvieron entre valores no detectados, como en la mayoría de los casos, hasta 4305 $nmol.m^{-2}.\ h^{-1}$ (4.3 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$) (tabla 3). Se detectaron flujos de N_2O en 3 de los 7 periodos de muestreo, dos de ellos en época lluviosa; en la época seca sólo se observó flujos de N_2O durante el muestreo del 2 de febrero. El 10 de octubre (primer periodo de muestreo) se observaron tasas de flujo de N_2O inusualmente altas en los ensayos con bactericida. Esto se debió a que se utilizó hipoclorito como bactericida. El hipoclorito reacciona químicamente en el agua con el NH_4^+ produciendo N_2O (ver Sawyer & McCarty, 1978), por lo tanto estos flujos de N_2O no se debieron a la actividad biológica.

Las tasas de flujo de N_2O, atribuidas a la actividad de los desnitrificadores, se observaron en dos oportunidades, ambas en época lluviosa, una en la estación Río Sevilla y otra en La Barra (tabla 4). El valor más alto de desnitrificación fue 38,8 $nmol.m^{-2}.h^{-1}$, en Río Sevilla este valor fue 3 veces mayor que el observado en La Barra.

En los ensayos en donde se utilizó formol como bactericida los valores de desnitrificación fueron similares o menores a los observados en los ensayos normales. En noviembre los flujos de N_2O en ensayos normales fueron 10 veces más altos que los flujos en ensayos con bactericida, indicando que muy probablemente, el 10% del flujo proviene del N_2O disuelto en las aguas intersticiales y no del producido en los núcleos de incubación por los desnitrificadores. No se observó diferencia entre los núcleos incubados con y sin adición de NO_3^- por lo cual, todos fueron utilizados como réplicas en los cálculos finales.

DISCUSIÓN

Las tasas de desnitrificación, calculadas como flujos de N_2O, en la CGSM fueron muy bajas con relación a las tasas que usualmente se han medido en otros ecosistemas similares. En la CGSM la tasa más alta observada fue 0.04 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ (38.8 $nmol.m^{-2}.h^{-1}$) pero el la mayor parte de los ensayos no se detectó desnitrificación efectiva (tabla 4). Las tasas de desnitrificación medidas en sedimentos estuarinos y marino costeros se encuentran entre 0 y 900 μmol de $N_2.m^{-2}\ .h^{-1}$ (Seitzinger 1988). Seitzinger (1987) midió tasas de desnitrificación en la Bahía de Ochlockonee (Florida, EE.UU), que variaron entre 10 y 115 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$; Seitzinger et al. (1984) tasas que variaron entre 0 y 210 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ en la Bahía Narragansett (Rhode Island, EE.UU), Yoon & Benner (1992) tasas entre 4 y 71 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ en los estuarios Nueces y Guadalupe (Texas, EE.UU), Zimmerman & Benner (1994) encontraron valores entre 0 y 47 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ en la Bahía de Galveston (Texas, EE.UU) y Rivera-Monroy et al. (1995)

Tabla 3. Tasas de flujo de N_2O desde los sedimentos hacia la columna de agua en dos sitios de la Ciénaga Grande de Santa Marta, La Barra y Río Sevilla.

		Estación Río Sevilla		Estación La Barra		
Epoca	**Fecha de muestreo**	**Ensayos sin Bactericida**	**Ensayos con Bactericida**	**Ensayos sin Bactericida**	**Ensayos con Bactericida**	**Tipo de bactericida**
		nmoles de $N_2O.m^{-2}.h^{-1}$	**nmoles de $N_2O.m^{-2}.h^{-1}$**	**nmoles de $N_2O.m^{-2}.h^{-1}$**	**nmoles de $N_2O.m^{-2}.h^{-1}$**	
Lluviosa	10 oct 96	38.80	4305.36	0.00	867.77	Hipoclorito
	16 oct 96	0.00	0.00			Formol
	23 oct 96	0.00	0.00			Formol
	12 nov 96	0.00	0.00	12.42	1.26	Formol
Seca	13 feb 97	0.00	0.00	0.64	0.64	Formol
	25 mar 97	0.00	0.00	0.00	0.00	Formol
	30 abr 97	0.00	0.00	0.00	0.00	Formol

Tabla 4. Tasas de desnitrificación medidas como flujo de N_2O en dos sitios de la Ciénaga Grande de Santa Marta

Epoca	**Fecha de muestreo**	**nmoles de $N_2O.m^{-2}.h^{-1}$**	
		Río Sevilla	**La Barra**
Lluviosa	10 oct 96	38.80	0.00
	16 oct 96	0.00	Nd
	23 oct 96	0.00	Nd
	12 nov 96	0.00	11.16
Seca	13 feb 97	0.00	0.00
	25 mar 97	0.00	0.00
	30 abr 97	0.00	0.00

midieron valores entre 0 y 9.4 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ en la laguna de Términos (Golfo de México- México). Las tasas tan bajas medidas en la CGSM se deben a la técnica empleada en este estudio de bloqueo con acetileno la cual subestima las tasas de desnitrificación (Kemp et al. 1990). Aparentemente la desnitrificación fue bloqueada por la falta de un suministro adecuado de NO_3^- como sustrato. La técnica de inhibición por acetileno además de impedir el paso de N_2O a N_2, también inhibe la nitrificación (Seitzinger 1987).

Para la realización de este estudio se utilizó la técnica de desnitrificación debido a que partimos del supuesto que la alta tasa de productividad en la columna de agua permitía un reciclamiento rápido de nutrientes en la columna de agua, los cuales deberían ser absorbidos por los sedimentos, gracias a la mezcla casi permanente que experimenta la CGSM debido a la acción de los vientos y a su baja profundidad, y que sería esa fuente principal de nitratos para la desnitrificación por una relativamente alta acumulación de NO_3^-. Sin embargo, la concentración de NO_3^- en la mayor parte de los análisis no fue detectable (figura 2) y las concentraciones promedio total en los sedimentos (0.7 $\mu mol.l^{-1}$) y la columna de agua (0.5 $\mu mol.l^{-1}$)fueron muy bajas. También Los tasas de flujo de NO_3^- + NO_2^- calculadas en la CGSM (Herrera-Martínez, datos no publ.) fueron nulas en la mayoría de los casos, confirmando que no existe un abastecimiento permanente de nitrato desde la columna de agua. Esto indica que la desnitrificación acoplada (con la nitrificación), estaría primando sobre la desnitrificación directa, confirmando la estrecha relación entre nitrificación y desnitrificación en los sedimentos (Jenkins & Kemp 1984; Seitzinger 1987; Kemp et al. 1990; Yoon & Benner 1992; Zimmerman & Benner 1994).

Numerosos estudios de laboratorio han demostrado una correlación positiva entre tasas de desnitrificación y concentraciones de nitrato (Seitzinger 1988), por esto a partir del segundo muestreo se incubaron núcleos adicionales a los cuales se les adicionó NO_3^- hasta una concentración de 5 mol.l^{-1} en la fase acuosa, sin embargo esta concentración no fue suficiente para estimular una desnitrificación. Al parecer la concentraciones de NO_3^- deben ser mayores a 50 µmol.l^{-1}. Joye & Pearl (1993) encontraron un comportamiento similar en sedimentos de una bahía en California (EU), en donde no se observaron diferencias estadísticas en tasas de desnitrificación entre ensayos con y sin adición de NO_3^-. Sin embargo, otros estudios demuestran que la adición de NO_3^- en concentraciones relativamente elevadas afectan las tasas de desnitrificación. Corredor & Capone (1985) observaron que en muestras incubadas sin adición de NO_3^- no hubo desnitrificación en tanto que a concentraciones de 50 y 200 µmol.l^{-1} esta fue evidente. Rivera-Monroy et al. (1995) realizaron experimentos de desnitrificación a 3 concentraciones diferentes (25, 100 y 200 µmol.l^{-1}). En las dos concentraciones más bajas no hubo producción de $^{15}N_2$, pero a 200 µmol.l^{-1} se observó la desnitrificación. Es posible que la desnitrificación, en los ensayos de laboratorio, además de la inhibición por disponibilidad de NO_3^-, sea afectado por otro tipo reacciones no contempladas en los experimentos. Además de las reacciones esperadas con la adición del acetileno se desarrollan otras que puedan interferir con la acumulación de N_2O. Por ejemplo, Blackmer et al. (1980) sugieren que el bloque de la reducción de N_2O con acetileno, durante los ensayos de desnitrificación, puede ser inhibido por la presencia de sulfitos.

Es probable que durante el desarrollo del presente estudio una pequeña cantidad de oxígeno, suficiente para favorecer la nitrificación en los ensayos en que se detectó la desnitrificación, haya permanecido en los sedimentos incubados bajo condiciones de anoxia. En algunos núcleos transportados al laboratorio de observó una capa superficial de pocos milímetros de color gris claro (zona óxica) cuando la mayor parte del núcleo era de color negro (zona anóxica); luego al final de las incubaciones esta capa ya no fue evidente. En octubre 10 la concentración promedio de oxígeno en la columna de agua fue 3.35 mg.l^{-1} (tabla 2) y la tasa de desnitrificación fue la más alta observada, posiblemente se difundió suficiente oxígeno desde la columna da agua hacia los sedimentos, el cual permaneció durante el ensayo de laboratorio en cantidad suficiente para estimular la nitrificación. Es claro que la anoxia total en los sedimentos afecta la desnitrificación como lo probaron Yoon & Benner (1992) quienes en sus estudios observaron que la incubación de núcleos en condiciones anóxicas inhibieron completamente las tasas de desnitrificación, confirmando la estrecha unión entre nitrificación y desnitrificación. Otra evidencia de esta unión fue encontrada por Zimmmerman & Benner (1994) quienes probaron que el aumento en las tasas de desnitrificación estaba ligado al aumento en el consumo de oxigeno en los sedimentos.

Altas tasas de consumo de oxígeno indican altas tasas de remineralización de materia orgánica y el contenido de materia orgánica está relacionado con las tasas de desnitrificación. Yoon & Benner (1992 encontraron que el contenido de MOT fue más alto en donde las tasas de desnitrificación fueron más altas y Nowicki (1994) encontró que las tasas más altas de desnitrificación estuvieron acompañadas por altas tasas de demanda de oxígeno; sus resultados muestran que en tres de las estaciones de muestreo los flujos de nitrógeno permanecieron invariables durante la declinación de la concentración de O_2 entre 8 y 0.04 mg.l^{-1}, por debajo de este valor los flujos de N_2 decrecieron.

La concentración de MOT es importante por ser la fuente de carbono y energía para los heterótrofos y los desnitrificadores. Las tasas de consumo de oxígeno se incrementan con la temperatura y el aumento en el consumo de oxígeno implica un aumento en la tasa de remineralización de carbono, como lo demostraron Zimmerman & Benner (1994) quienes encontraron que de primavera y verano la temperatura del agua se incremento de 23 a 29.5 °C, el consumo de oxígeno aumento un 58 % y los flujos de carbono inorgánico disuelto, desde el sedimento hacia la columna de agua, en un 28 %. Los resultados de MOT de la CGSM (1.6 %) son mucho más bajos que los reportados en otros ecosistemas costeros como los del sur de Texas (10 %) (Yoon & Benner 1992). Los bajos contenidos de MOT en los sedimentos de la CGSM son atribuidos a la alta tasa de remineralización que ocurre en los sedimentos. Esto fue comprobado por Hoppe et al. (1983) quienes midieron la tasa de remineralización de materia orgánica en función del consumo de O_2. El consumo de oxígeno en los sedimentos medidos en una estación fue 2137 μmol. $m^{-2}.h^{-1}$, este valor es mucho mayor que las tasas medidas por Yoon & Benner (1992) y Zimmerman & Benner (1994) en dos estuarios y una bahía del sur de Texas, con tasas entre 176 y 550 μmol. $m^{-2}.h^{-1}$.

Las evidencias indican que en general las tasas de desnitrificación han sido subestimadas por su medición con la técnica del acetileno, sin embargo, también es probable que en ciertos periodos las desnitrificación se pueda ver afectada por cambios en las condiciones climáticas. El suministro de oxígeno para el sedimento depende del intercambio entre éste y la columna de agua y de ésta con la atmósfera. En la CGSM se observa una mezcla casi permanente durante todo el año, sin embargo, en ciertas épocas se puede observar períodos de calma total, provocando una estratificación en la columna de agua. Si la columna se estratifica la capa superficial óxica del sedimento posiblemente se convierta en anóxica en un corto periodo, inhibiendo la nitrificación y consecuentemente la desnitrificación. Estos fenómenos anóxicos, aun cuando son excepcionales, han sido documentados por Mancera & Vidal (1994).

Las tasas de desnitrificación efectiva fueron observadas en época lluviosa (tabla 3), en época seca no se detecto desnitrificación, posiblemente porque ésta estuvo relacionada con factores como concentración de materia orgánica. En época lluviosa se incrementó el contenido de MOT en los sedimentos (1.44 % en época seca y 1.71 % en época lluviosa) por aporte adicional de MOT alóctona, la cual ingresa por los ríos provenientes de la SNSM y por el Caño Grande, lo cual incorpora un gran caudal del río Magdalena. Botero (1988), al igual que en este estudio, encontró que el contenido de MOT se incrementa en la época lluviosa. Yoon & Benner (1992) y Zimmerman & Benner (1994) encontraron que los valores de desnitrificación típicamente más altos, se registraron en sitios con mayor contenido de materia orgánica. Al parecer el efecto del contenido de MOT es indirecto sirviendo como fuente de carbono para los desnitrificadores y fuente de energía para los heterótrofos aeróbios que, remineralizan gran cantidad de carbono en los sedimentos de la CGSM. Por tanto, aumentos en el contenido de MOT en época lluviosa podrían estar aumentando las tasas de actividad microbiana.

La desnitrificación observada fue mayor en Río Sevilla que el La Barra; aun cuando los pocos datos no son concluyentes, se puede suponer que las variaciones en las tasas de desnitrificación pueden estar asociadas a variaciones espaciales de la salinidad y la porosidad de los sedimentos en la CGSM.

La salinidad observada en Río Sevilla estuvo entre 0 y 24.4 ‰ con un promedio de 1.6 en época lluviosa y entre 4.7 y 35.7 ‰ con un promedio 9 ‰, en la misma época, en La Barra (tabla 1). Aparentemente a bajas salinidades y en agua dulce las tasas de desnitrificación se ven favorecidas por obstrucción en la difusión del NH_4^+ hacia la columna de agua, relacionada con interacciones del intercambio catiónico (Gardner et al. 1991; Seitzinger et al. 1991). La retención de NH_4^+ favorece la desnitrificación por un incremento en la nitrificación. Zimmerman & Benner (1994) reportan la existencia de un límite inferior de salinidad entre 5 y 6 ‰ en el cual las reacciones de intercambio catiónico afectan los flujos de NH_4^+ desde los sedimentos, favoreciendo la desnitrificación. En la

CGSM la desnitrificación fue observada el 10 de octubre (Río Sevilla) y el 12 de noviembre (La Barra), a salinidades de 2.3 y 4.7 ‰ respectivamente, sin embargo el 12 de noviembre coincido con la tasa de flujo de NH_4^+ (desde los sedimentos) más alta calculada para la CGSM (Herrera-Martínez, datos no publ.). Esto indica variaciones espaciales y complejidad en los procesos que de alguna manera se relacionan con la desnitrificación.

La porosidad de los sedimentos fue mucho mayor en Río Sevilla (90%contenido de agua) que en La Barra (70%contenido de agua) y fue en la primera en donde se la tasa de desnitrificación fue más alta. Según Botero (1988) los sedimentos en el área de la desembocadura del Río Sevilla son de tipo franco-limoso (alto porcentaje de limos totales) y los del área de la Boca de la Barra son de tipo arenoso o franco-arenoso (alto porcentaje de arenas totales), y está de acuerdo con lo observado en este estudio. El tipo de sedimento determina el contenido de agua (la porosidad del sedimento), los sedimentos más finos, presentes en la estación Río Sevilla, se compactan menos almacenando mayor contenido de agua que los sedimentos arenosos de La Barra (tabla 1).

La porosidad aparentemente esta relacionada indirectamente con el la desnitrificación debido a que valores altos de porosidad favorecen un mayor intercambio de oxígeno entre el agua y los sedimentos, favoreciendo directamente la nitrificación e indirectamente la desnitrificación. Yoon & Benner (1992) encontraron que la desnitrificación y el consumo de oxígeno están positivamente influenciados por el contenido de agua (porosidad), las tasas más altas de desnitrificación medidas por ellos coincidieron con valores de porosidad relativamente altos, mientras los valores de desnitrificación bajos coincidieron con porosidades relativamente bajas.

Finalmente se puede concluir que la fuente principal de NO_3^- para la desnitrificación en la CGSM parece ser la nitrificación en el sedimento, debido a que las concentraciones de NO_3^- en la columna de agua y los sedimentos son muy bajas. Al parecer la desnitrificación fue subestimada por su medición con la técnica de bloqueo con acetileno la cual bloqueo la nitrificación. Las variaciones espacio-temporales parecen estar asociadas a otras variables como salinidad, porosidad, contenido de materia orgánica y concentración de oxígeno. Igualmente los resultados indican que los factores que intervienen en la desnitrificación son complejos, por lo tanto se recomienda continuar con estudios tendientes a analizar cada uno de ellos.

AGRADECIMIENTOS

Los resultados de este artículo fueron tomados de la tesis para optar el título de maestría en Biología línea de Biología Marina de YH, concedido por la Universidad Nacional de Colombia. Esta investigación se adelantó en el marco del proyecto "Procesos reguladores de la producción biológica en una laguna costera tropical", financiado por COLCIENCIAS, la Facultad de Ciencia y el CINDEC de la Universidad Nacional de Colombia, y el INVEMAR. Expresamos nuestros agradecimientos a Jorge Corredor y Víctor Rivera por el suministro de bibliografía y colaboración en la implementación de la metodología, y S. Zea por su apoyo y revisión del manuscrito, el cual fue mejorado por las sujerencias de Julio Morell y Ernesto Otero.

LITERATURA CITADA

APHA-AWWA, WEF. 1992. Standart Methods for examination of Water and Wastewater, 18a. edición. American Public Health Associtión, American Waters Works Association. Water Pollution Control Federation. Washington D.C.

BLACKMER, A. A. M., J. M. BREMNER. & E. L. SCHMIDT. 1980. Production of nitrous oxide by ammonia-oxidizing chemoautotrophic microorganisms in soil. Appl. Environ. Mcrobial., 40:1060-1066.

BOTERO, L (ed). 1988. Estudio ecológico de la Ciénaga Grande de Santa Marta. Informe final, Primera Etapa. Programa Lagunas Costeras. Santa Marta.

CAPONE, D. G. 1983. Benthic nitrogen fixation. Págs. 105-138. *en*: E. J. Carpenter & D. G.

Capone (eds.). *Nitrogen in the Marine Environment.* Academic Press, New York. 900 p

Capone, D. G. & M. Bautista. 1985. Direct evidence for a groundwater source of nitrate in nearshore marine sediments. Nature, 313:143-147.

Corredor, J. E. & D. G. Capone. 1985. Studies on nitrogen diagenesis in coral reef sands. In *Proceedings* Vth *Internacional Coral Reef Symposia,* Tahiti, E. D. Gómez, et al., (eds). 3:395-399.

Day, J. W. & A. Yañez-Arancibia. 1982. Coastal lagoons and estuaries, ecosystem approach. Ciencia Interamericana, 22:11-26.

Day, J. W., C. A. S. Hall, W. M. Kemp & A. Yañez-Arancibia. 1989. *Estuarine Ecology.* John Wiley & Sons. New York. 558 p.

Gardner, W. S., S. P. Seitzinger, J. M. Malczk. 1991. The effects of sea salts on the forms of nitrigen released from estuarine and freswater sediments. Estuaries 14: 157-166.

Groffman, P.M. 1994. Denitrification in freshwater wetlands. Págs. 15-35. *en*: *Current Topics in Wetland Biogeochemistry.* Louisiana State University, Lafayette.

Hernández, C. A. 1986. Producción primaria y dinámica del fitoplancton en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. Tesis, Universidad Nacional de Colombia, Santa Marta.

Hernández, C. A. & G. Márquez. 1991. Producción primaria en el ecosistema Ciénaga grande de Santa Marta, laguna costera del Caribe colombiano. Trianea, 4:385-407.

Jenkins, M. C., & W. M. Kemp. 1984. The coupling of nitrification and denitrification in two estuarine sediments. Limnology and Oceanography, 29:609-619.

Joppe, H.-J., K. Gocke, D. Zamorano & R. Zimmermmann. 1983. Degradation of macromolecular organic compounds in a tropical lagoon (Ciénaga Grande, Colombia) and its ecological significance. Int. Revue ges. Hdrobiol., 68:811-824.

Joye, S. B. & H. W. Pearl. 1993. Contemporaneous nitrogen fixation and denitrification in intertidal microbial mats: rapid response to runoff events. Marine Ecology Progress Series, 94:267-274.

Kemp W. M., P. Sampou, J. Caffrey, M. Mayer, K. Henriksen & W. R. Boynton. 1990. Ammonium Recycling Versus Denitrification in Chesapeake Bay sediments. Limnology and Oceanography, 35: 1545-1563.

Koike, I. & J. Sørensen. 1988. Nitrate reduction and denitrification in marine sediments. Págs. 251-273 *en*: T. H. BLANCKBURN & J. SØRENSEN (Eds.). *Nitrogen cycling in coastal marine environments.* John Wiley & Sons, Chichester.

Mancera J. E. & L. A. Vidal. 1994. Florecimiento de microalgas relacionado con mortandad masiva de peces en el complejo lagunar Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano. Anales del Instituto de Investigación Marina, Punta Betín, 23:103-119.

Nowicki, B. L. 1994. The effect of temperature, oxigen, salinity, and nutrient enrichment on estuarine denitrification rates measured with a modified nitrogen gas flux technique. Est., Coastal and Shelf Science, 38:137-156.

Revsbech, N. P., J. Sørensen & T. H. Blackburn. 1980. Distributión of oxygen in marine sediments measured with microelectrodes. Limnology and Oceanography, 25:403-411.

Rivera-Monroy, V. H., R. R. Twilley, R. G. Bounstany, J. W. Day, F. Vera-Herrera & M. C. Ramirez. 1995. Direct denitrification in mangrove sediments in Terminos Lagoon, Mexico. Mar. Ecol. Prog. Ser., 126:97-109.

Ryther, J. H. & W. M. Dunstan. 1971. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the marine environment. Science, 171:1008-1013.

Sawyer, C. N. & P. L. Mccarty. 1978. *Chemistry for environmental enginneering.* Edit. McGraw-Hill. New York.

Seitzinger, S. P. 1987. Nitrogen biogeochemistry in a unpoluted estuary: the importance of benthic denitrification. Marine Ecology Progress Series, 37:65-73.

Seitzinger, S. P. 1988. Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems: Ecological

and geochemical significance. Limnology and Oceanography, 33: 702-724.

SEITZINGER, S. P., S. W. NIXON & M. E. Q. PILSON. 1984. Denitrification and nitrous oxide production in a coastal marine ecosystem. Limnology and Oceanography, 29:73-83.

SEITZINGER, S. P., W. S. GARDNER & A. K. SPRATT. 1991. The effect of salinity of ammonium sorption in aquatic sediments: implication for benthic nutrient recycling. Estuaries 14: 167-174.

TAYLOR, B. F. 1983. Assays of microbial nitrogen transformations. Págs. 809-838. *en*: E. J. CARPENTER & D. G. CAPONE (Eds.). Nitrogen in the marine environment. Academic Press, New York.

TIEDJE, J. M., S. SIMKINS & P W. GROFFMAN. 1989. Perspectives on measurement of the denitrification in the field including recommended protocols for acetylene based methods. Plant and Soil 115:261-284.

YOON, W. B. & R. BENNER. 1992. Denitrification and oxygen consumption in sediments of two south Texas estuaries. Marine Ecology Progress Series, 90:157-167.

ZIMMERMAN, A.R., & R. BENNER. 1994. Denitrification, nutrient regeneretion and carbon mineralization in sediments of Galveston Bay, Texas, USA. Marine Ecology Progress Series, 114:275-288.